

NITRÓGENO Y EL CASTIGO DE TÁNTALO

Clúa Joaquín

Instituto de Biotecnología y Biología Molecular, Facultad de Ciencias Exactas, Universidad Nacional de La Plata, CCT-La Plata, CONICET, 1900-La Plata, Argentina.

joaquinclua85@gmail.com

PALABRAS CLAVE

Fijación biológica de
nitrógeno

Leguminosas

Rizobio

RESUMEN: El alimento de aproximadamente la mitad de la población mundial, unas 3.700 millones de personas, depende directamente de la producción de fertilizantes sintéticos. Estos productos químicos aportan al suelo la cantidad de nitrógeno necesaria para que los cultivos alcancen los niveles de producción requeridos para alimentar al mundo. La humanidad ha alcanzado un grado de dependencia tal que, sin los fertilizantes, la mitad del planeta no tendría que comer. El consumo de estos compuestos sobrepasa ya las 100 millones de toneladas anuales y las consecuencias de este exceso están generando diversos y serios problemas ambientales, haciendo de la agricultura moderna una práctica no sustentable. En este contexto, las plantas leguminosas (poroto, maní, arveja, soja, alfalfa, etc.) toman un rol protagónico en la agricultura, ya que son capaces de obtener nitrógeno mediante un mecanismo biológico conocido como simbiosis fijadora de nitrógeno, haciendo innecesario el uso de fertilizantes para su crecimiento. Por este motivo, las Naciones Unidas ha proclamado el 2016 como el año internacional de las legumbres (<http://www.fao.org/pulses-2016/es/>). El presente artículo pretende dar a conocer y divulgar la importancia de esta iniciativa a través de una visión histórica de la problemática del nitrógeno en la agricultura, tomando como eje central la fijación biológica de nitrógeno.

NITROGEN AND THE PUNISHMENT OF TÁNTALO

KEYWORDS

Biological nitrogen

fixation

Legumes

Rhizobia

ABSTRACT: The food of half of the world's population, about 3.7 billion people, depends directly on the production of synthetic fertilizers. These chemicals provide the soil with the amount of nitrogen needed for crops to reach the levels of production required to feed the world. We have reached a degree of dependence that, without fertilizers, half the planet would not have to eat. The consumption of these compounds already exceeds 100 million tons per year and the consequences of this excess are generating diverse and serious environmental problems, making of modern agriculture an unsustainable practice. In this context, leguminous plants (peanut, peanuts, peas, soybeans, alfalfa, etc.) take a leading role in agriculture, as they are able to obtain nitrogen through an elegant biological mechanism known as nitrogen fixing symbiosis, making unnecessary the use of fertilizers for their growth. For this reason, the United Nations has proclaimed 2016 as the International Year of Legumes (<http://www.fao.org/pulses-2016/en/>). The present article aims to publicize the importance of this initiative through a historical view of the nitrogen problem in agriculture, taking as a central axis the biological nitrogen fixation.

INTRODUCCIÓN

La especie humana, *Homo sapiens*, surgió hace aproximadamente 200.000 años. Durante la mayor parte de este período el hombre convivió en armonía con la naturaleza. Los hombres cazaban y las mujeres recolectaban frutos silvestres, y cuando los recursos comenzaban a escasear, simplemente migraban a otro lugar permitiendo que la tierra se recuperara. Las comunidades se movían constantemente, no existían las ciudades ni la propiedad privada y las guerras eran poco frecuentes. Sin embargo, este estilo de vida cambió radicalmente hace unos 10.000 años con la revolución de mayor impacto en la historia de la humanidad: el inicio de la agricultura. El hombre comienza a controlar y manipular la naturaleza en función de sus necesidades. El cultivo de ciertas plantas generó un excedente en la producción de alimentos que permitió a las comunidades asentarse, formar aldeas, ciudades y grandes civilizaciones por medio del vertiginoso aumento demográfico. Hace 2000 años la población mundial era de 200 millones de personas. Hoy es de 7400 millones. La armonía con la naturaleza que caracterizó a las comunidades

paleolíticas quedó atrás. A medida que aumentaba más y más la población, era necesario incrementar la producción de alimentos [1].

Aunque no conocieran las causas, los agricultores sabían que la utilización de abono y la siembra de leguminosas en rotación con otros cultivos mejoraban la calidad nutricional del suelo generando una mayor productividad; es decir que actuaban como fertilizantes. Ya los romanos utilizaban las leguminosas en la rotación de cultivos de manera sistemática, existiendo registros escritos del siglo II D.C [1]. Incluso pueblos nativos de América manejaban este concepto mediante el sistema de cultivo conocido como las tres hermanas. Sembraban en el mismo espacio plantas de maíz, calabaza y porotos. De esta manera los tres cultivos se benefician mutuamente. El maíz provee una estructura para que las plantas de poroto escalen. Estos a su vez mejoran la calidad nutricional del suelo, y la calabaza se extiende por el suelo generando un microclima que retiene la humedad.

A pesar de que los fertilizantes y las leguminosas se utilizaron por siglos para promover el crecimiento vegetal, las causas biológicas de este fenómeno eran desconocidas. La primera explicación científica llegó recién a mediados del siglo XVI de la mano del francés Bernard Palissy, quien descubrió que las plantas necesitan incorporar sustancias del suelo para su crecimiento, y por lo tanto, estas debían ser reincorporadas para mantener su calidad nutricional. Si bien Palissy no determinó la naturaleza química de estas sustancias y se refirió a ellas como “sales”, sus postulados constituyen un verdadero cambio de paradigma en la fisiología vegetal. El siguiente gran paso en la comprensión de este fenómeno fue dado gracias a los aportes del químico francés Jean-Baptiste Boussingault (1801-1887), quien es considerado el padre de la agricultura moderna. Boussingault estableció en 1836 la primera estación experimental agrícola del mundo en una propiedad de su esposa ubicada en Alsacia, donde realizó investigaciones aplicando métodos cuantitativos en el estudio de la química del suelo y la nutrición de las plantas. Determinó que el principal componente de los fertilizantes era el nitrógeno, y que el crecimiento de las plantas era proporcional a la cantidad de nitrógeno que estos contenían. Además demostró que la utilización de las leguminosas en la rotación de cultivos aumenta la cantidad de nitrógeno disponible, y más importante aún, ¡que las leguminosas eran capaces de tomar el nitrógeno del aire! Estos postulados dan una explicación científica al conocimiento adquirido de manera empírica durante tantos siglos. En sistemas agrícolas las plantas suelen crecer en condiciones limitantes de nitrógeno, ya que parte de este elemento es retirado del suelo luego de cada cosecha. Al incorporar fertilizantes, o utilizar leguminosas, se logra restituir el nitrógeno perdido y aumentar el rendimiento. Ahora bien, ¿cómo son capaces las leguminosas de obtener su propio nitrógeno? ¿Por qué no pueden hacerlo otras plantas? La respuesta a esta pregunta llegó en 1880 mediante una serie de experimentos realizados por Hermann Hellriegel y Hermann Wilfarth [2]. Su estrategia se basó en crecer tanto plantas leguminosas como cereales en distintos sustratos y observar las diferencias de crecimiento y la estructura de las raíces en las distintas plantas (Figura 1). Sus resultados permitieron llegar a la conclusión que las leguminosas son capaces de obtener nitrógeno gracias a que alojan microorganismos (conocidos como rizobios) dentro de estructuras en sus raíces llamadas nódulos, con la capacidad de asimilar el nitrógeno presente en el aire (Figura 2). Este mecanismo biológico conocido como simbiosis fijadora de nitrógeno es el eje central para comprender el pasado, presente y futuro de nuestra agricultura.

DISCUSIÓN

Fijación Biológica de Nitrógeno

Hoy se comprende con bastante detalle cómo ocurre la interacción simbiótica fijadora de nitrógeno entre rizobios y leguminosas. Cuando las leguminosas crecen en suelos pobres en formas de nitrógeno asimilables como amonio y nitratos, desencadenan un intercambio de moléculas de señalización con los rizobios presentes en el suelo que les permite reconocerse mutuamente y dar comienzo a la interacción simbiótica. Este intercambio molecular es muy interesante ya que en la región del suelo en íntimo contacto con la raíz (rizósfera) hay una altísima cantidad y diversidad de microorganismos. Existen alrededor de 100 mil millones de células por gramo de rizósfera, conteniendo más de 30.000 especies de bacterias [3]. Este sistema de reconocimiento es muy preciso: una especie de leguminosa, por ejemplo poroto, es capaz de reconocer y formar

nódulos sólo con un número muy limitado de especies de rizobios, al mismo tiempo que impide la infección por parte de patógenos o rizobios que no fijan nitrógeno de manera eficiente. Una vez producida esta primera comunicación, los rizobios se adhieren a la punta de los pelos de la raíz y comienzan a dividirse formando una microcolonia, que es rodeada por la punta del pelo en crecimiento (Figura 2A). En esta zona comienza a construirse una estructura de tipo tubular llamada hilo de infección que conduce a las bacterias hacia el interior del tejido donde se está generando el nódulo (Figura 2B). Eventualmente, el hilo de infección avanza hacia el nódulo en formación. Una vez que entran en contacto, las células vegetales envuelven con su propia membrana plasmática a las bacterias que avanzaron por el hilo de infección y las liberan dentro del citoplasma. Cuando el nódulo infectado alcanza el grado de maduración adecuado, comienza la cooperación (Figura 2C). La planta aporta a los rizobios una fuente de energía en forma de azúcares, producto de la fotosíntesis, y protección dentro del nódulo, y a su vez las bacterias realizan la conversión del nitrógeno molecular presente en la atmósfera a amonio, una molécula nitrogenada que la planta puede utilizar fácilmente [4].

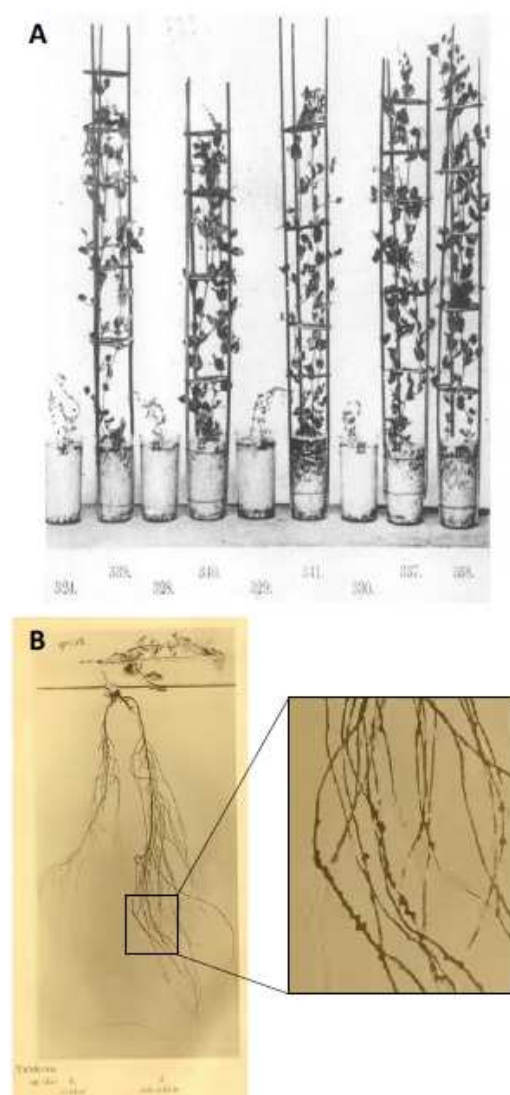


Figura 1. Imágenes originales del trabajo de Hermann Hellriegel y Hermann Wilfarth publicado en 1880. En el panel A puede observarse un grupo de plantas de arveja (*Pisum sativum*) creciendo en un medio sin nitrógeno. Solo logran desarrollarse aquellas plantas que fueron inoculadas con rizobios, y por lo tanto, lograron fijar el nitrógeno atmosférico. En el panel B se muestra una planta de arveja que fue inoculada con rizobios. En la ampliación pueden verse los nódulos fijadores de nitrógeno formados en las raíces.

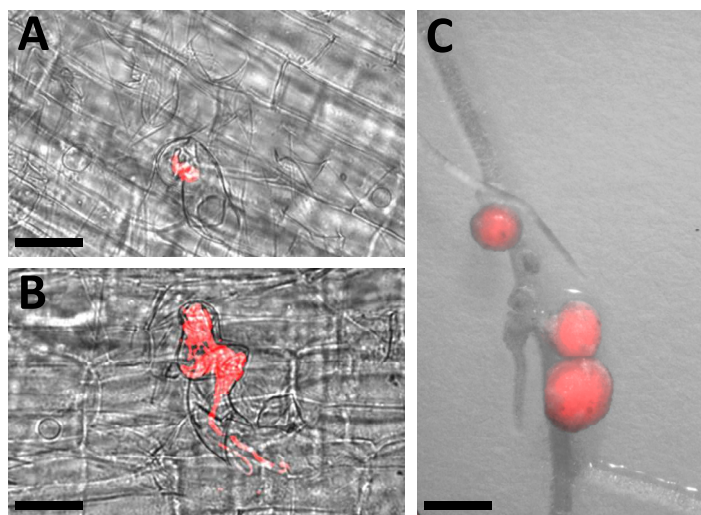


Figura 2. Proceso de formación de nódulos en plantas de poroto que fueron inoculadas con rizobios que expresan una proteína fluorescente roja. En el panel A se observa una microcolonia rodeada por la punta de un pelo radical. A partir de ese punto la planta forma el hilo de infección que permite a la bacteria penetrar en el tejido (B) hacia el nódulo en formación. En el panel C se muestran nódulos maduros capaces de fijar nitrógeno. Las escalas en A y B representan 25 micrómetros, y en C, 1 milímetro. Las imágenes fueron obtenidas por nuestro grupo en el Laboratorio de Biología de la Raíz del IBBM.

El proceso de Haber y Bosch

El comienzo del siglo XX marca un punto de inflexión abrupto en el mundo de la agricultura. Hasta ese momento, las alternativas existentes para la reposición de nitrógeno en sistemas agrícolas eran la utilización de leguminosas en la rotación de cultivos, o el agregado de fertilizantes de origen natural. Las fuentes más importantes de fertilizantes a mediados del siglo XIX eran los depósitos de guano (excrementos de aves) y el salitre (nitrato de sodio), ubicados principalmente en el oeste de Perú y Bolivia, de donde se exportaban a todo el mundo. Estos recursos eran sumamente codiciados no sólo por su importancia en la agricultura, sino también porque eran requeridos como fuente de nitrógeno para la producción de pólvora y armamento militar. De hecho, la disputa por yacimientos de guano y salitre en el desierto de Atacama desencadenó la “Guerra del Pacífico” o “Guerra del guano y salitre”, un conflicto armado producido entre 1879 y 1883 que enfrentó a Chile contra Bolivia y Perú. Tras la victoria chilena, el salitre pasó a ser su principal fuente de riqueza, y además tomó posesión de terreno boliviano quitándole su salida al océano Pacífico, lo cual aun hoy sigue generando conflictos diplomáticos entre ambas naciones.

En 1908 el panorama cambia radicalmente. El químico alemán Fritz Haber patenta la síntesis de amonio a partir de nitrógeno e hidrógeno gaseosos, lo que en 1918 le vale el premio Nobel de Química por “su contribución a mejorar los estándares de la agricultura y el bienestar de la humanidad”. Luego, Carl Bosch logró llevar el desarrollo de Haber a escala industrial mediante la química de alta presión, por lo que también obtuvo el premio Nobel de Química en 1931. A partir de entonces el hombre fue capaz de producir en forma indiscriminada fertilizantes para reponer las pérdidas de nitrógeno de los suelos ocasionadas por la agricultura. Lo que no mencionó Haber en su discurso de aceptación del premio Nobel es que su otra gran motivación no era darle más alimentos al mundo, sino suplir de amonio a Alemania para la producción de explosivos durante la primera guerra mundial. Durante este período Alemania sufrió un bloqueo marítimo por parte de los aliados, lo que le impidió obtener el salitre de Chile [5]. Desde aquel entonces, se estima

que la producción de pólvora y explosivos a partir del nitrógeno producido por el proceso de Haber-Bosch ha ocasionado la muerte de entre 100 y 150 millones de personas en conflictos armados [6]. Transcurrido un siglo desde la implementación del proceso de Haber y Bosch en la producción de fertilizantes, su impacto (tanto positivo como negativo) es indiscutible, y sus consecuencias presentan diversas aristas.

Estado actual

La fijación de nitrógeno atmosférico es un proceso que ocurre de manera natural mediante la conversión enzimática de nitrógeno por parte de microorganismos presentes en el suelo y océanos, y en menor escala, por descargas eléctricas producidas en la atmósfera. El hombre altera este flujo mediante la incorporación de fertilizantes producidos por el sistema de Haber y Bosch, la producción de especies oxidadas de nitrógeno en motores de combustión interna y por el cultivo extensivo de leguminosas. El impacto de la actividad humana ha sido tal que la fijación de nitrógeno a nivel global por fuentes antropogénicas ha igualado a la natural. Si nos enfocamos sólo en sistemas terrestres, los datos son aun más impactantes. Las fuentes naturales son responsables de la fijación de 63 millones de toneladas de nitrógeno (Tg N), y sólo mediante el proceso de Haber y Bosch se han incorporado 120 Tg N (Tabla 1) [7].

La disponibilidad de grandes cantidades de fertilizantes permitió un gran aumento del rendimiento de los cultivos. Se estima que la cantidad de seres humanos alimentados por hectárea de suelo pasó de 1,9 en el año 1908 a 4,3 en el 2008, en gran medida gracias a la utilización de fertilizantes. Su importancia en la agricultura es tal que el proceso de Haber-Bosch es responsable de alimentar a la mitad de la humanidad [6]. Sin embargo, los altísimos niveles de producción de fertilizantes requeridos para sustentar el alimento de la población mundial tienen un precio muy alto. Solamente el 40% del nitrógeno de los fertilizantes es incorporado a los cultivos, lo cual no sólo es un enorme gasto de energía (teniendo en cuenta que el 1% de la energía del mundo se destina a este proceso), sino que también se generan graves daños ecológicos cuando diversas formas de nitrógeno vuelven a la atmósfera o terminan en cursos de agua. Parte del nitrógeno incorporado a los suelos es convertido en nitritos y nitratos por microorganismos, los cuales lixivian hacia las napas y cursos de agua de los cuales obtenemos el agua para beber. La ingesta de agua con altos contenidos de nitratos ha sido asociada con diversas patologías. Se ha determinado que aumenta el riesgo de distintos tipos de cáncer y es la causa del llamado “síndrome del bebé azul”, una patología que afecta la hemoglobina y en consecuencia el transporte de oxígeno en la sangre. Es por este motivo que los niños adquieren un color azulado, y de no ser tratados pueden sufrir fallas respiratorias y digestivas. Por esta razón, la Organización Mundial de la Salud sugiere el límite de 10 mg de nitratos por litro de agua potable. Sumado a esto, altas cantidades de nitrógeno en cursos de agua puede desencadenar un fenómeno llamado eutrofización.

De la misma manera que los fertilizantes promueven el crecimiento vegetal en los suelos, pueden promover el crecimiento de plantas y algas en el agua. La proliferación de estos organismos es tal que cubren la superficie del agua, impidiendo que penetre la luz solar. En consecuencia, las plantas del lecho mueren y disminuyen los niveles de oxígeno en el agua, generando un gran daño en el ecosistema por la muerte de peces y seres vivos que requieren oxígeno. Por otra parte, una porción del nitrógeno de los fertilizantes retorna a la atmósfera en forma de N_2O , el cual es un gas de efecto invernadero 298 veces más potente que el CO_2

[8]. Además, parte del nitrógeno es convertido en distintos óxidos de nitrógeno que generan lluvia ácida, afectando la productividad de los suelos.

Tabla 1. Fijación global de nitrógeno expresada en millones de toneladas (Tg).

Fijación Global de Nitrógeno	
Natural	
FBN Terrestre	58
Luz	5
FBN Oceánica	140
Total	203
Antropogénica	
Combustión	30
Haber-Bosch	120
FBN Agricultura	60
Total	210

Datos de la Organización Mundial de la Salud (FAO) estiman que para el año 2050 el consumo de fertilizantes aumentará en un 50% y que el flujo de nitrógeno al ambiente será un 70% mayor [9]. Es evidente que la agricultura y la ciencia deberán afrontar un gran desafío: ¿Cómo alcanzar los niveles de producción de alimentos que demanda la creciente población mundial sin recurrir a la aplicación masiva de fertilizantes? Seguramente la solución a este problema deberá ser abordado desde distintas disciplinas. Parece ingenuo pensar en una solución única teniendo en cuenta la complejidad de un problema que involucra factores económicos, sociales y científicos. Por este motivo, las Naciones Unidas han declarado el 2016 como el año de las legumbres, bajo el eslogan "semillas nutritivas para un futuro sostenible". Esta iniciativa tiene como objetivo difundir y sensibilizar a la opinión pública sobre las ventajas de las leguminosas en la alimentación y la agricultura. La utilización de leguminosas en rotación con cereales u otras plantas no leguminosas tiene grandes beneficios tales como el aumento del rendimiento de los cultivos, una mayor eficiencia en el uso del nitrógeno, reducción de la ocurrencia de patógenos y una disminución en la emisión de gases de efecto invernadero. Por ejemplo, se observa una reducción del 56% por hectárea en la emisión de estos gases cuando el cultivo de lupino (una leguminosa de grano) precede al de trigo. Sumado a esto, alrededor de 6 Tg de nitrógeno es reincorporado al suelo gracias al cultivo de leguminosas, lo que significa un ahorro en el uso de fertilizantes equivalente a 8-12 mil millones de dólares [10]. La incorporación de legumbres en la dieta tiene grandes ventajas para la salud dado su alto contenido proteico, carbohidratos con bajo índice glucémico, fibra, minerales, vitaminas, carotenoides y polifenoles. Estudios realizados en Taiwán en personas con una dieta libre de legumbres, revelaron un incremento en todas las causas de mortalidad estudiadas. El primer estudio en determinar los beneficios de la dieta Mediterránea, que incluye 20 gramos de legumbres por día, mostró una reducción del 10% en la mortalidad. A pesar de todos sus beneficios, la producción de leguminosas es cuatro veces menor que la de los cereales, y su rendimiento mucho menor, principalmente por la falta de programas de mejoramiento genético [10].

La ciencia moderna entra en escena

Un área de la ciencia que ha abordado la problemática desde los cimientos es la biología molecular. En los últimos años se ha logrado un gran avance en la comprensión de los factores genéticos, moleculares y fisiológicos involucrados en la simbiosis fijadora de nitrógeno que aportan nuevas y valiosas herramientas que apuntan a lograr una agricultura sustentable. Una de las estrategias para reducir el agregado de fertilizantes nitrogenados a los suelos es maximizar la capacidad de fijación de nitrógeno de las leguminosas de interés agronómico. Cada especie de leguminosa es capaz de asociarse con distintas especies y subespecies de rizobios presentes en el suelo, los cuales difieren ampliamente en la cantidad de nitrógeno que retribuyen a la planta. El rango va desde el mutualismo hasta el parasitismo, donde la bacteria recibe los beneficios de la planta sin dar su parte a cambio. Es por este motivo que comprender los mecanismos moleculares por los cuales la planta es capaz de discriminar entre los distintos tipos de bacteria es de gran interés, más aun considerando que la selección artificial llevada a cabo durante años no ha tenido en cuenta este carácter. Hay estudios que sugieren que aquellos cultivares que no han sufrido selección artificial son capaces de discriminar con mayor eficiencia a los rizobios que son malos fijadores de nitrógeno e impedir que colonicen sus raíces. Este conocimiento básico también es indispensable para la producción de inoculantes, donde se utilizan cepas de rizobios con una alta eficiencia en la fijación de nitrógeno, pero que no son buenos competidores con las poblaciones autóctonas menos eficientes, que son en última instancia los que colonizan los nódulos y determinan la cantidad de nitrógeno que incorpora la planta.

Otra estrategia mucho más ambiciosa, y a la vez compleja, se basa en transferir la capacidad de fijar nitrógeno a otros cultivos de interés agronómico como los cereales. Para esto es necesario lograr un conocimiento muy acabado de los genes que utilizan las leguminosas para formar nódulos y asociarse con rizobios, así como también su regulación e interacción con otros programas genéticos, para luego incorporarlos a otras especies mediante ingeniería genética. Esto representa un enorme desafío técnico y biológico, teniendo en cuenta la cantidad de genes implicados y la fina regulación y coordinación que se requiere de todos los componentes para el desarrollo de nódulos y la infección por parte del rizobio. Otra forma más directa de lograr la fijación de nitrógeno, pero no menos compleja, sería generar plantas que expresen la enzima que utilizan los rizobios para esto, la nitrogenasa. El desafío reside en que la nitrogenasa es un complejo enzimático formado por un gran número de subunidades que interaccionan de una manera muy precisa, por lo que introducir todos estos genes en la planta y lograr que las subunidades se acoplen de manera adecuada no es un reto menor. Sumado a esto, la enzima es inhibida por la presencia de oxígeno, por lo que habría que direccionarla a un espacio subcelular específico con bajos niveles de oxígeno, o buscar una estrategia para limitar la concentración de oxígeno libre en las células que expresen la nitrogenasa [11].

CONCLUSIONES

En la mitología griega Tántalo, hijo de Zeus, fue condenado a la tortura eterna en el Tártaro por haberle mentado a Zeus y darle de comer carne humana (la de su propio hijo) a la diosa Deméter [12]. Como castigo fue colocado en un lago con el agua a la altura del cuello, al lado de un árbol repleto de frutas. Cada vez que Tántalo, desesperado por el hambre y la sed intentaba beber agua del lago o tomar una fruta del árbol, estos se

retiraban. Y como si fuera poco, Zeus colocó una piedra oscilante sobre la cabeza de Tántalo que amenazaba con aplastarlo constantemente. Nuestra relación con el nitrógeno fue durante siglos análoga al castigo de Tántalo, a pesar de tener cantidades de nitrógeno ilimitadas al alcance de la mano en la atmósfera, éramos incapaces de tomarlo. Recién en el siglo XX la ciencia nos aportó las herramientas necesarias para alcanzar la fruta y beber agua con el proceso de Haber y Bosch. Sin embargo, aun pende sobre nuestras cabezas la piedra oscilante, que cada vez oscila de manera más alarmante, amenazando con destruir el medio ambiente, con el hambre y la desigualdad social. Esperemos que el conocimiento generado a partir del estudio molecular de la simbiosis fijadora de nitrógeno y la biología vegetal, contribuya a apuntalar la peligrosa piedra..

REFERENCIAS

- [1] E. Levetin, K. McMahon, *Plants and Society*, Seventh Edition. McGraw Hill Education, **2016**.
- [2] J. N. Galloway, A. M. Leach, A. Bleeker & J. W. Erisman. "A chronology of human understanding of the nitrogen cycle". *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 368, **2013**.
<http://rsth.royalsocietypublishing.org/content/368/1621/20130120>
- [3] R. L. Berendsen, C. M. J. Pieterse & P. A. H. M Bakker, "The rhizosphere microbiome and plant health". *Trends Plant Sci.*, 17, **2012**, 478–486.
[http://www.cell.com/trends/plant-science/fulltext/S1360-1385\(12\)00079-9](http://www.cell.com/trends/plant-science/fulltext/S1360-1385(12)00079-9)
- [4] G. E. D. Oldroyd, "Speak, friend, and enter: signalling systems that promote beneficial symbiotic associations in plants". *Nat. Rev.*

Microbiol., 11, **2013**, 252–263.

<https://www.nature.com/nrmicro/journal/v11/n4/full/nrmicro2990.html>

- [5] E. Galeano, **1971**, Las venas abiertas de América Latina, Uruguay, Monthly Review.

- [6] J. W. Erisman, M. A. Sutton, J. Galloway, Z. Klimont & W. Winiwarter, "How a century of ammonia synthesis changed the world". *Nat. Geosci.*, 1, **2008**, 636–639.

<http://www.nature.com/ngeo/journal/v1/n10/abs/ngeo325.html>

- [7] D. Fowler, M. Coyle, U. Skiba, M. A. Sutton, J. N. Cape, S. Reis, L. J. Sheppard, A. Jenkins, B. Grizzetti, J. N. Galloway, P. Vitousek, A. Leach, A. F. Bouwman, K. Butterbach-Bahl, F. Dentener, D. Stevenson, M. Amann, M. Voss, "The global nitrogen cycle in the twenty-first century", 368, **2013**.
<http://rsth.royalsocietypublishing.org/content/368/1621/20130164>

- [8] D. S. Reay, E. A. Davidson, K. A. Smith, P. Smith, J. M. Melillo, F. Dentener & P. J. Crutzen "Global agriculture and nitrous oxide emissions", *Nat. Clim. Chang.*, 2, **2012**, 410–416.

<http://www.nature.com/nclimate/journal/v2/n6/full/nclimate1458.html>

- [9] M. A. Sutton & A. Bleeker, "Environmental science: The shape of nitrogen to come", *Nature*. 494, **2013**, 8–10.
<http://www.nature.com/nature/journal/v494/n7438/full/nature11954.html>

- [10] C. H. Foyer, "Neglecting legumes has compromised human health and sustainable food production", *Nature Plants*. 2, **2016**, 1–10 (2016).
<https://www.nature.com/articles/nplants2016112>

- [11] G. E. Oldroyd & R. Dixon, "Biotechnological solutions to the nitrogen problem", *Curr. Opin. Biotechnol.* 26, **2014**, 19–24.
<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0958166913006307>

- [12] R. Graves, **1955**, Los mitos griegos, España, Alianza editorial.